

编者按 本刊今年第1期发表了傅德志教授的“对吴征镒等(2002)提出的‘八纲系统’中一些问题的评论”一文后,收到了汤彦承和路安民教授撰写的回应文章。该文对谱系、系统发育、单系和多系等概念的历史发展进行了阐述,对“八纲系统”中使用的一些术语的含义进行了说明。这样的学术争论对促进我国的系统与进化植物学研究,尤其对促进我国植物分类学工作者加强对理论问题的学习和探讨当有所裨益。应当指出的是,本刊接受发表这类学术争鸣文章,虽然也按程序进行了认真的审稿和编辑加工,但并不意味着本刊完全同意作者的观点,也就是说这类学术争鸣文章的观点并不一定代表本刊的观点。这实际上是不言自明的。因为既然是学术争鸣,就应该容许有不同的观点存在,何况这些被争论的问题确实长期以来都颇有争议,可谓众说纷纭,至少短期内难有确解。我们相信自由开放的学术争论对解决或至少加深我们对这些问题的认识是有促进作用的。

系统发育和被子植物“多系-多期-多域”系统 ——兼答傅德志的评论

汤彦承 路安民

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学重点实验室 北京 100093)

Phylogeny and the “polyphyletic-polychronic-polytopic” system of classification of angiosperms

— A response to Fu De-Zhi

TANG Yan-Cheng LU An-Ming

(Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract The historical development of the concepts of genealogy, phylogeny, monophyly and polyphyly is briefly reviewed. The different implications of the two most controversial terms in taxonomic and evolutionary literature, “monophyly” and “polyphyly”, are discussed in detail when they are used to explain the origin of taxa and to describe the phyletic diversity within a certain taxon respectively. Based on the discussion, we have stressed that the “polyphyletic” and “monophyletic” as used in the “Polyphyletic-Polychronic-Polytopic Eight-Class System of Classification of Angiosperms” proposed by Wu et al. are to indicate the phyletic diversity within a natural group, and thus cannot be understood to indicate the unitary origin or plural origin of a certain group. A comparison of this “Eight-Class System” with those recently proposed makes us feel more confident that the predictive value of this system, which is established based on much evidence from fossils, morphology, molecular systematics and geographical distribution, will be eventually shown by how it stands the test of the future scientific practice.

Key words angiosperm, phylogeny, polyphyly, monophyly, phyletic diversity.

摘要 历史地回顾了谱系、系统发育、单系、多系概念的由来和发展。详细讨论了单系(monophyly)和多系(polyphyly)在叙述分类群起源和描述分类群内部系统发育线多样性的不同含义。以此为基础,说明在“多系-多期-多域”的八纲系统中“多系”和“单系”是指自然分类群内系统发育线的多样性,不等同于“多源”和“单源”。通过与近年来所发表的被子植物分类系统的比较,认为基于化石、形态、分子和地理分布证据提出的八纲系统所显示的预言性,必将在今后的科学实践中经受检验。

关键词 被子植物;系统发育;多系;单系;系统发育线多样性

1 谱系(genealogy)和系统发育(phylogeny)

众所周知,自 1859 年达尔文的《物种起源》一书出版之后,生物分类学家才真正逐步走上进行自然分类的道路,该书对分类学家在思想上的影响主要有三个方面(Davis & Heywood, 1963 : 31 ; Stuessy, 1990 : 56 – 57):(1)种“不是特创的,而是在生命长河中由另一个种演化来的,并且永远是变化着的;(2)真正的自然分类必须是建立在谱系上的(genealogical)。意思是说,任何一个自然分类群中的诸种,它们均出自一个共同祖先(common ancestry);(3)种“不是由“模式”(type)来显示的,而是由变动着的居群(population)所组成。

前两点对当时分类学家的思想影响较深。虽然在《物种起源》一书出来以后的一段时间内,分类学家在方法上相对以前并未有多大改变,但在分类工作中试图去寻求“自然类群”(natural group)和“共同祖先”的观念却逐渐深入人心,并将重建生物分类群的系统发育(phylogeny)作为研究的目标。第三点正是近代居群生物学的核心。

根据 Lam (1959 : 42)引用 Turill 的意见,认为谱系的含义是追溯个体的祖先,而系统发育意指寻求类群的起源和发展(Whereas genealogy is the tracing of the ancestry of individuals, phylogeny is the tracing of the origin and development of groups(Turill 1942))^①。我们认为 Lam 如此区分这两个术语的含义是不合适的。Lam 在该文前一页(p. 41)说:系统发育从字面上是说一个类群(phylum)的发展,就此而论 phylum 和 taxon 的意义是相同的。假如 taxon 一词的出现早于 phylum,那么 phylogeny 一词很可能就用 taxogeny 了(Phylogeny literally means the development of a phylum, a phylum in this context being synonymous to a taxon. Had the word taxon been invented at earlier date phylogeny would perhaps have been termed taxogeny)。至于什么是 taxon,我们是根据国际命名法规理解的,它泛指任何等级的分类群(Taxonomic groups of any rank will, in this Code, be referred to as taxa (singular : taxon))(Greuter & McNeill, 2000 : 4)。我们知道 phylogeny 这一术语是 1866 年由 E. Haeckel 创造出来的。达尔文的《物种起源》第 1 版(1859)中并没有 phylogeny 一词,而到第 6 版的第 422 页才提及它,达尔文赞许道:“Haeckel 教授最近在他的《Generelle Morphologie》一书及其他著作中,以他的丰富知识和才能,讨论他所谓的 phylogeny,即所有生物的祖裔传代线……他大胆地开了一个好头,向我们展示了未来将如何进行分类(Professor Haeckel in his “ Generelle Morphologie, ” and in other works, has recently brought his great knowledges and abilities to bear on what he calls phylogeny, or the lines of descent of all organic beings...He has thus boldly made a

①凡是警句,本文均引出原文以供参考。

great beginning, and shows us how classification will in the future be treated)(Darwin, 1872)。这样看来,达尔文把自己的 genealogy 和 Haeckel 的 phylogeny 赋予了相同的意义。Takhtajan 因此提出,我们追随达尔文,是有足够理由说我们的方法是谱系的或系统发育的,并指出 Haeckel 于 1866 年出版的《Generelle Morphologie der Organismen》一书里,这两个术语他都是用到的(Therefore, following Darwin we have all reason to speak of genealogy or phylogeny (after E. Haeckel's "Generelle Morphologie der Organismen" was published in 1866 he used both terms))(Takhtajan, 1980:228)。我们也认为在研究生物演化时, genealogy 和 phylogeny 是同义词。

在说明了 phylogeny 之后,下面简要介绍与之相关的两个形容词 phylogenetic 和 phyletic 的用法。Davis 和 Heywood(1963:44)说得很简要: phylogeny 是指分类群的起源和演化,不严格地也可指对一个生物类群中各演化线的历史发展的研究。phylogenetic 强调各个祖先之间的亲缘关系,而 phyletic 则强调某一特定的祖裔谱系线(即系统发育线 phyletic line)上的关系。二者都是研究演化的过程,实际上它们可互换使用,主要是取决于作者的偏好和对发音和谐的考虑(Phylogeny is the origin and evolution of taxa; also (loosely) the study of the historical development of evolutionary lines in a group of organisms. Phylogenetic stresses the ancestral relationship of taxa to one another. Phyletic emphasises belonging to a particular line of descent (phyletic line). Both phyletic and phylogenetic refer to the course of evolution and are virtually interchangeable: which term is used is largely a matter of preference and euphony)。所以我认为它们在系统学上是同义词。

2 单系(monophyly)和多系(polyphyly)

正如 Davis 和 Heywood(1963:44)所说,在分类学和演化学文献中,很少有像 monophyly 和 polyphyly 这样让人困惑的术语,对它们简单地下一个定义是不够的(Few terms have so bedevilled taxonomic and evolutionary literature as monophyly and polyphyly. Simple definitions are inadequate),他们列举了实例予以说明。如动物学家 Simpson 对 monophyly 的定义:单系是指从一个直接祖先分类群通过一条或多条传代线演化而来(所谓传代线即是祖先-后裔居群在时间上的延续^①)的分类群,其直接祖先分类群和该分类群是同等级的或者是较低等级的。而对 polyphyly 的定义是:多系是指从两个或两个以上的最高等级的直接祖先分类群演化而来的分类群。这样的定义虽然比较严谨,但由于它有层次性,所以每次都要说明所研究类群直接祖先类群的等级和个数(Monophyly is the derivation of a taxon through one or more lineages (temporal successions of ancestral-descendant populations) from one immediately ancestral taxon of the same or lower rank. There are different degrees or levels of monophyly under this definition, and as a rule the level should be specified or evident in each case. The level of monophyly is specified by the category of the lowest ranking single taxon immediately ancestral to the taxon in question. The level of polyphyly is specified by the category of the highest ranking taxa two or more of which were immediately ancestral to the taxon in question.)(Simpson 1961:124)。根

^①对这个传代线的注释, Mayr(1969:75)在引证定义时将之删去。

据 Simpson 的定义 ,我们对 monophyly 和 polyphyly 用图 1 予以解释。又如植物学家 Heslop-Harrison (1958)对单系和多系的定义是 :所研究的分类群若是单系的 ,则该分类群起源于一个祖先类型 ,并且这一祖先类型应归隶于该分类群 ,若所研究的分类群是多系的 ,则该分类群起源于两个或更多个祖先类型 ,这些祖先类型不应认为归属于该分类群。根据这个定义 ,单系和多系的区别取决于时间断面的不同(Heslop-Harrison (1958a) , following Wernham (1912) , defines a monophyletic group as one derived from an ancestral form which would be regarded as belonging to the taxon in question. ... Polyphyletic , according to Heslop-Harrison , means the derivation of a taxonomic group from two or more ancestral forms which are not regarded as belonging to the taxon in question. By this definition , the distinction between monophyly and polyphyly rests upon a difference in time level)(转引自 Davis & Heywood , 1963 :45)

Davis 和 Heywood (1963 :46)还以玄参科的毛蕊花属 *Verbascum* L. 和 *Celsia* L. 属为实例 ,说明如何应用上述两位作者的定义。 *Verbascum* 具有 5 枚发育雄蕊 ,林奈当时很重视雄蕊的数目 ,故将具 4 枚发育雄蕊和 1 枚败育或退化雄蕊的近缘类群建立另一属—— *Celsia*。由于这两个属都是林奈建立 ,在相当长的时期内被大家所接受。后来发现这两个属无论在属内或属间都产生了许多虽然通常不育但有活力的杂种 ,看来 *Celsia* 无疑是一个“ 进化级 ”的属(“ grade ” genus)。钟补求和汤彦承 (1979)在撰写《中国植物志》时将 *Celsia* 归并于 *Verbascum*。若按 Simpson 的定义 , *Celsia* 在属级水平上可视为单系 ,因为它起源于

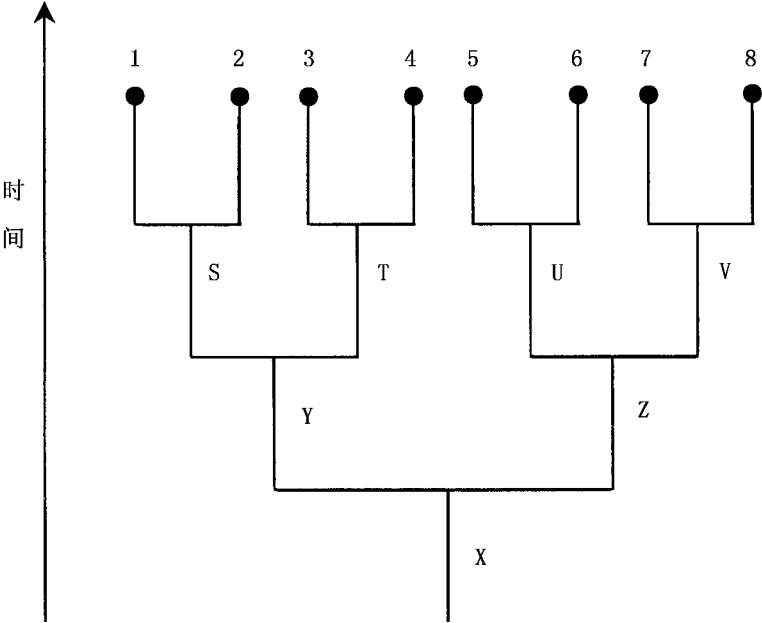


图 1 试解 Simpson 有关单系(monophyly)和多系(polyphyly)定义的示意图 若所研究的类群 1 – 8 是单系的 ,则在其直接祖先类群中 ,最低等级的类群只有一个类群(即 X)。若所研究的类群 1 – 8 是多系的 ,则其直接祖先类群的最高等级类群(即 S、T、U 和 V)是由两个或两个以上的类群(Y、Z)演化而来的。
Fig. 1. Diagram showing the “ monophyly ” and “ polyphyly ” as defined by Simpson (1961). The group 1 – 8 may be regarded as monophyletic if the lowest-ranking taxa of its immediate ancestor arose from a single ancestral taxon (X). The group 1 – 8 may be regarded as polyphyletic if the highest-ranking taxa (S , T , U , V) of its immediate ancestor arose from two or more ancestral taxa (Y , Z).

另一个属 *Verbascum* 若在种级水平上,它则是多系的,因为它起源于 *Verbascum* 的不同种的传代线 (species lineage)。若按 Heslop-Harrison 的定义,无论是属级抑或种级水平, *Celsia* 都是多系的。Davis 和 Heywood (1963:46) 还提及了 Hutchinson 系统。Hutchinson 认为双子叶植物是单系的,木兰目和毛茛目(草本)是从一群假想的前被子植物独立地演化而来。若按 Heslop-Harrison 的定义,双子叶植物是多系的(在这个具体情况下,应该说是二系的) (Hutchinson has claimed that the Dicotyledons are monophyletic, the Magnoliales and Ranales (*sensu herbaceo*) being derived independently from a group of hypothetical pro-Angiosperms. By Heslop-Harrison's definition they would be polyphyletic (in this case diphyletic))。同时我们也查考了 Hutchinson 的《The Families of Flowering Plants》一书的第一版(1926,双子叶植物)和第二版(1959),两本书都各附有一张系统树图,但两张图的基部类群不同。第一版的基部类群为原始花被类(Archichlamydae),有两个箭头,一个指以木本为主的木兰目,另一个指以草本为主的毛茛目。图注为:本图表示双子叶植物可能的演化途径,理论上双子叶植物分为两个主要类群,一个以木本为主,另一个多为草本,分别起始于木兰目和毛茛目(Diagram showing the probable course of evolution of the Dicotyledons. This group is theoretically divided into two main phyla, the one mostly woody, the other mostly herbaceous, starting with the Magnoliales and Ranales respectively...)。第二版的附图,其基部类群为“假想的前被子植物”(hypothetical proangiosperms),以一直线向上指双子叶植物,由双子叶植物分为两支:一支以木本为主,命名为 Lignosae (fundamentally woody),木兰目 Magnoliales 为其起始类群;另一支以草本为主,命名为 Herbaceae (fundamentally herbaceous),毛茛目 Ranales 为其起始类群。图注仅写:本图表示被子植物各目间可能的系统发育和亲缘关系(Diagram showing the probable phylogeny and relationships of the Orders of Angiosperms)。我们在全书的文字中找不到对“假想的前被子植物”的描述和说明。依据 Hutchinson 的图以及他对自己系统的叙述,我们认为他的系统是一个“单源、二系”系统,被子植物起源于一个“假想的前被子植物”,所以是单源的,演化成被子植物后,向两条系统发育线(phyletic line) (Hutchinson 自己称两个 phyla) 发展,因此是二系的(biphyletic)。我们认为 Takhtajan 对 monophyly 的解释比 Simpson 和 Heslop-Harrison 说得更清楚些,故再不吝笔墨,做些摘录:“我是按其严格的和其原来的含义来使用 monophyletic 一词的,该词的意思是指每一个自然分类群是从单个最接近的祖先种演化来的,……当分类学家说双子叶植物演化出单子叶植物,他们的意思是说单子叶植物起源于一些古老的双子叶植物的种。但 Hennig (1966) 及其许多追随者改变了 Haeckel 对 monophyly 一词的原来意义,按照他们(指分支学派者——作者注)的定义, monophyletic group 必须要包括一个共同祖先的全部后裔,而所谓的 paraphyletic group (Hennig 的术语) 则不包括全部后裔。因此, Hennig 及其追随者对 monophyletic 这一概念的定义相对于该词原来定义的唯一变化是他们认为一个 monophyletic group 必须包括其共同祖先,所以爬虫纲若不包括鸟纲和哺乳纲则被认为是 paraphyletic。正如 Mayr (1988:286) 所指出的,改变像 monophyletic 这样一个已广为接受的术语,成为完全不同的概念,就像“重新定义”质量、能量或重力这些术语,赋予它们全新的含义一样,是不科学的和不能接受的。Hennig 关于 monophyly 和 paraphyly 的概念会引起误导,正如 Cronquist (1988:40) 指出的,会对分类系统造成破坏 (I am using the word monophyletic in its strict and original sense,

which means that every natural group (i.e. , every taxon) is descended from a single , immediately ancestral species when taxonomists say that dicots gave rise to monocots , they mean that monocots originated from some ancient dicotyledonous species. However , Hennig (1966) and his numerous followers changed the meaning of the word from the original Haeckelian sense : according to their definition , a monophyletic group must include all the known descendants of a common ancestor , while so-called paraphyletic groups (Hennig ' s term) do not include all descendants. Thus the only change in the concept is the requirement of the inclusion of the common ancestor. Therefore Reptilia alone , without birds and mammals , are considered paraphyletic. As Mayr (1988 : 286) states , " The transfer of such a well-established term as monophyletic to an entirely different concept is as unscientific and unacceptable as if someone were to ' redefine ' mass , energy , or gravity by attaching these terms to entirely new concepts. " The Hennigian concept of monophyly and paraphyly is misleading and , as Cronquist (1988 : 40) pointed out , " is destructive to taxonomic system. " (Takhtajan , 1997 : 2 - 3)

关于“元”和“源”的问题,钟补求在《新系统学》一书的校后记中(1964:381-382)写得很清楚:在遇到 monophyletic system 与 polyphyletic system 的时候,如照样译过来,就会得到‘单系统发生系统’与‘多系统发生系统’这样的术语,虽然一般靠改用‘元’字来代表 phyletic 得以避免这种情况。但是这样一来,不但 phyletic 以同一意义而有了两种译法,而‘元’字所代表的意义也是有问题的。……当然,为了方便,我们可以各自地简称它们为……单系统、多系统。“我们认为:凡涉及生物分类群的起源(origin)时,不应该用‘元’字来补救,宜用‘源’字,因为‘单元’、“多元”容易和哲学上的“一元论”、“二元论”和“多元论”相混淆,这是两个领域不同含义的术语。

在此,我们也不能不说明如何来形容一个自然分类群内的系统发育线的多样性(phyletic diversity)(Sachs , 1978)。若这个分类群具 1 条、2 条……多条系统发育线,则其英文为 monophyletic ,biphyletic ,...polyphyletic ,它们会和‘单源’(unitary origin)“多源”(plural origin)相混淆。我们要指出的是,若一个类群是一个自然分类群,则必然是单源的。在这个前提下, monophyletic , biphyletic...polyphyletic 当然是指所研究类群内系统发育线的多寡。为什么根据 Heslop-Harrison 定义认为 Hutchinson 系统是 biphyletic 呢?理由已于上述。Hutchinson 认为被子植物起源于前被子植物,而在被子植物内存在着两条系统发育线,因此是“单源、二系”的。基于此,我们在自己的系统(Wu et al. , 1998 , 2002 ;吴征镒等, 1998)中也在认为被子植物为单源类群的前提下,对某些自然类群描述为“ polyphyletic-polychronic-polytopic ”和“ monophyletic-monochronic-monotopic ”,这里的“ polyphyletic ”和“ monophyletic ”无疑是指自然类群中系统发育线的数目,这一点我们在下一节中还要作较详细的解释。涉及到系统发育线(phyletic line)(即祖裔传代线(line of descents)或谱系传代线(genealogical lineage)或传代线(lineage))时,宜用‘系’来指示。

3 被子植物的“八纲系统”(the Eight-class system of the classification of angiosperms)和“多系-多期-多域”系统(polyphyletic-polychronic-polytopic system of classification of angiosperms)

众所周知,系统发育是不能直接观察到的,它发生于过去,只能依靠所有已得到的证

据进行推断而重建(Phylogeny cannot be directly observed. It is something that happened in the past and must be reconstructed, it must be inferred from the available evidence)(Mayr, 1969: 82)。我们现在所见到的类群,只是在演化长河中各个系统发育线在不断地分歧、发展和灭亡过程中保存下来的类群。Stuessy (1990: 141)认为现存类群之间有着 4 种亲缘关系(relationship),即:分支的(cladistic)、表型的(phenetic)、时间的(chronistic)和 patristic(指在一条系统发育线内性状的变异)。我们就是根据这 4 种亲缘关系来推断分类群之间的系统关系,探索它们的共同祖先,推断其系统发育。在这四个亲缘关系中以时间的关系最难推断,化石当然是一种主要资料,但化石极其匮乏,即使找到,也只能说是植物本身可保存部分和当时当地所提供的化石形成条件的综合反映,它们远远不是,也不可能是类群或种的起源时间。应用“分子钟”无疑也是一种手段,但争议和误差比较大。我们试图在利用上述两种资料之外,根据它们的现代分布格局,并把被子植物的演化同地球的历史及板块运动联系起来,以推断分类群之间的时间的(chronistic)亲缘关系,这无疑会增加其可信度^①。我们说有些现存类群是“多系-多期-多域”的,有些是“单系-单期-单域”的,在这两个极端类型中存在更多的“寡系-寡期-寡域”或“多系-多期-寡域”……的中间类型。现将它们用示意图表示出来(图 2)。

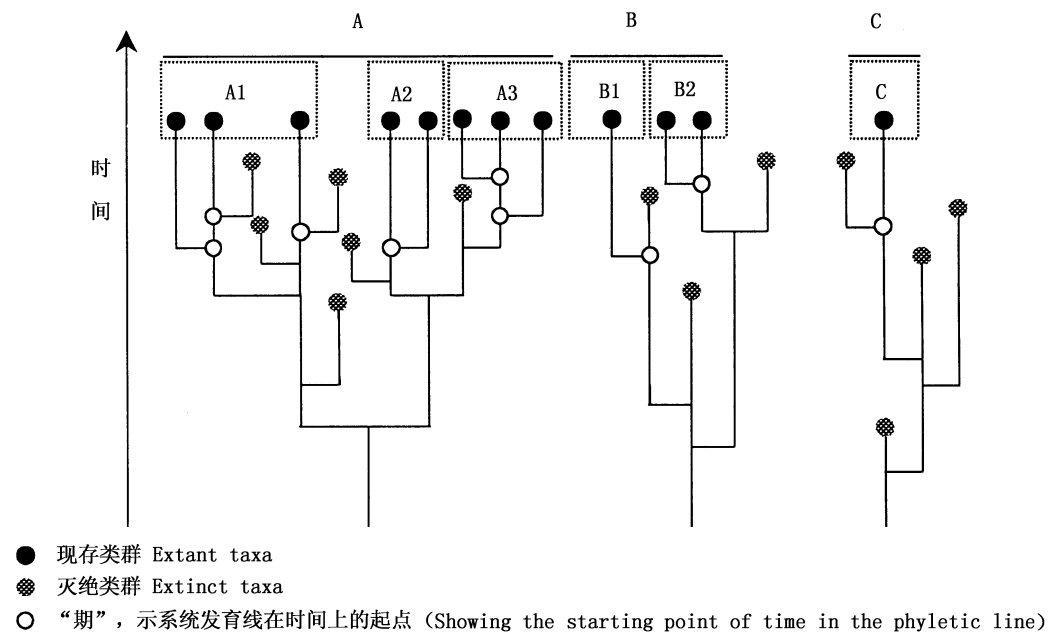


图 2 现存被子植物中一些类群的系统发育类型示意图 A 类群：8 系-6 期-3 域；B 类群：3 系-2 期-2 域；C 类群：单系-单期-单域。A1 分布于热带美洲；A2 分布于热带非洲；A3 分布于热带亚洲；B1 分布于热带非洲；B2 分布于澳大利亚；C 类群分布于东亚。

Fig. 2. Diagram showing the phylogenetic pattern of some extant angiosperm taxa. Taxon A, 8-phyletic-6-chronic-3-topic; taxon B, 3-phyletic-2-chronic-2-topic; taxon C, monophyletic-monochronic-monotopic. A1 is distributed in the tropical America, A2 in the tropical Africa, A3 in the tropical Asia, B1 in the tropical Africa, B2 in Australia, and C in East Asia.

① 黑体为作者所加,以示重点。

在此,我们再次强调,这里的“系”是指系统发育线(phyletic line),即谱系传代线(genealogical lineage或传代线 lineage)或祖-裔传代线(line of ancestral-descentants),是每个自然分类群含有多少条系统发育线之意。我们坚信达尔文的进化论,认为凡是一个真正的自然类群,它必然有一个共同祖先,是单源起源的。我们认为被子植物是一个单源起源类群(group of unitary origin)。现代学者一般赞成被子植物起源于种子蕨。我们推断被子植物起源于晚三叠世至早侏罗世的联合古陆(Pangaea),当时联合古陆尚未完全分离(Wu et al., 1998, 2002)。那时,前被子植物已经开始分化,后来经历了数千万年的分化、灭亡、再分化的演化过程。在早白垩世时,有一次大辐射,在此时间断面上,8条主谱系传代线已明显出现(吴征镒等, 1998),至于这8条主传线(即以后称为8个纲)的发展和关系,我们在1998年的两篇文章中已作简要的交待,尤其在“A comprehensive study of ‘Magnoliidae’ sensu lato—with special consideration on the possibility and the necessity for proposing a new ‘polyphyletic-polychronic-polytopic’ system of angiosperms”(Wu et al., 1998)一文中已讨论过4个纲中的主要的目和科。即使是在2002年“Synopsis of a new ‘polyphyletic-polychronic-polytopic’ system of the angiosperms”(Wu et al., 2002)一文中,各纲、亚纲、目和科的排列,虽然是直线的,若读者仔细考虑,也能看出纲、目之间亲缘关系的端倪。当然,待日后资料充分时,我们将会作更详细的说明。至于如何应用地球历史及板块运动来推断各类群的起源时间、地点和亲缘关系的统一等问题,吴征镒等将有专著发表,我们不在此短文中进行阐述。总之,我们对被子植物演化观点所归纳的10条,已经作过说明(Wu et al., 1988)。

在解释“多系-多期-多域”类群名称的含义之后,不妨稍谈一下为何以此来命名我们的系统。在1998年我们先后发表两篇论文,前一篇(Wu et al., 1998)是研究广义的“木兰亚纲”(当时大致根据Takhtajan 1997年的概念)内的类群,试图建立一个“多系-多期-多域”的系统。后一篇(吴征镒等, 1998)是研究被子植物的一级分类,我们以化石、形态学(广义)、分子系统学、地理分布为主要根据,并吸收了其他学科的成果,认为以早白垩世为断面,已有8条主谱系传代线,我们按林奈的阶层体系,赋予每条主传代线以“纲”一级单位,试图建立被子植物门一个八纲系统,指出传统分类将被子植物门(或纲)分双子叶植物纲和单子叶植物纲(或亚纲),这种二歧分类法不能反映被子植物的演化趋向,仅仅是为了分类上的方便而已。在我们发表后一篇论文之后,相继看到APG(1998)的“An ordinal classification for the families of flowering plants”一文,该文明确指出对双子叶植物和单子叶植物不能像传统分类上给予它们正式名称和等级。其后,Thorne(2000a, b)发表了他的第四版被子植物分类系统,他虽然将双子叶植物和单子叶植物分成两部分单独发表,但没有赋予它们正式等级,只将被子植物纲分为10个亚纲(Magnoliidae, Ranunculidae, Caryophyllidae, Dilleniidae, Rosidae, Asteridae, Lamiidae, Alismatidae, Liliidae, Commelinidae)。这样,无疑在被子植物的一级分类上,不再是一分为二,应该说同我们达到共识。为了显示我们系统的特点,对被子植物的现存分类群,除考虑其他证据外,特别以其分布来推断它们的起源时间和起源地以及与其他分类群之间的亲缘关系,因此命名为“多系-多期-多域”系统。

我们深知研究系统发育的艰巨性和长期性。著名古生物学家、间断均衡论(punctuated equilibrium)的提出者古尔德(S. J. Gould)曾以生动活泼的语言,描绘了关于马的系统发育研究的过程。马的系统发育最先是1870年由达尔文的坚决支持者赫胥黎提

出的,1876年经美国古脊椎动物权威马什(O. C. Marsh)修改,1950年晚他们一代的古生物学家马修(W. D. Matthew)又做了改动。他们大都认为马的一些性状是以直线方式演化的,实际上这种观点过于简单化了。直到1988年美国佛罗里达州自然博物馆当代古生物学权威麦克非登(B. MacFadden)才对马的进化过程有了比较正确的理解。他认为马的演化之树是非常繁茂的,但没有一条直线主干,都是由许多错综复杂的枝桠组成的。古尔德说:进化的进展,很少是一族群从一个阶段变化到另一阶段。这种进化方式,通常利用梯子、连锁或类似的隐喻来表示变化。事实上,进化的进展是一系列精致复杂的分歧变异。趋势不是朝着单一途径前进,而是好多系列的复杂变换,到达某一阶段时,又从旁分歧出去。马的进化树枝,有很多终端,然后在迷宫般的交错缠绕之中,又汇集到始祖马。当中所有的路径,没有一条是直线前进的,所以在这些错综复杂的枝桠当中,没有一枝是中心趋势的。如果依照传统的图示法,把从始祖马到现代马的路径画成一条直线,就像开着压路机,冲过一片迷人的土地一样(范昱峰,2001:67)。众所周知,马的化石是很丰富的,研究其系统发育尚且如此困难,被子植物的化石虽有所发现,但对研究被子植物的大系统来说,是十分不足的。无怪Takhtajan(1997:2)感叹:有花植物的系统发育关系几乎完全依靠对现存类群的比较研究得来(Therefore phylogenetic relationships within the flowering plants are deduced almost solely from the comparative study of living taxa)。因此研究系统发育过程无疑是通过“trial and error”方法在进行(Evolutionary systematics develops by way of trial and error)(Takhtajan, 1997:7)。也就是说在研究过程中,发现了好的就留下,抛弃错误的,再进行研究,并不断地重复。若生物系统发育本身也是遵循这种法则在进行,在生命演化长河中,保留适合的,遗弃“不适合的”,在适宜者的基础上再演化,直到无穷。那么,我们研究系统发育也是一个无穷的过程。

“对吴征镒等(2002)提出的‘八纲系统’中一些问题的评论”一文(傅德志,2003)指出该系统是“人为的”和“人为性很强的”。什么是人为系统(artificial system)?什么是自然系统(natural system)?什么是系统发育系统(phylogenetic system)?什么是系统发育重建?这在一些分类学教科书上对其科学的概念和界定都有阐述。如果评论者能多阅读一些经典著作,能多做一些实际研究工作,能对被评论者的观点有较全面系统的了解,就应当感到自己的说法有失公允。

致谢 本文承蒙杨亲二研究员和王美林编审提出宝贵意见,博士生李贵生制图,裴云花女士计算机录入打印。谨致谢意。

参 考 文 献

- Angiosperm Phylogeny Group (APG). 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 531–553.
- Darwin C. *The Origin of Species*. Reprinted from the sixth London Edition (1872), with all additions and corrections. Philadelphia: David Mckay.
- Davis P H, Heywood V H. 1963. *Principles of Angiosperm Taxonomy*. Edinburgh and London: Oliver & Boyd.
- Fu D-Z (傅德志). 2003. A critique on the “Eight-Class System” of the classification of Angiosperms proposed by Wu et al. (2002). *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 41: 91–96.
- Gould S J. *Full House*. New York: Crown Publishers, Inc. (范昱峰译, 2001. 生命的壮阔: 古尔德论生物大历史. 北京: 生活、读书、新知三联书店.)

- Greuter W, McNeill J. 2000. International Code of Botanical Nomenclature (St Louis Code). Königstein: Koeltz Scientific Books.
- Hutchinson J. 1926, 1934. The Families of Flowering Plants. Vol. I & II. London: Macmillan & Co., Ltd.
- Hutchinson J. 1959. The Families of Flowering Plants. 2nd ed. Vol. I & II. Oxford: Oxford University Press.
- Huxley J. 1952. The New Systematics. Oxford: Oxford University Press. (胡先骕等译, 钟补求校. 1964. 新系统学. 北京: 科学出版社.)
- Lam H J. 1959. Taxonomy: general principles and angiosperms. In: Turrill W B ed. Vistas in Botany. London: Pergamon Press Ltd. 3 – 75.
- Mayr E. 1969. Principles of Systematic Zoology. New York: McGraw-Hill, Inc.
- Sachs T. 1978. Phyletic diversity in higher plants. Plant Systematics and Evolution 130: 1 – 11.
- Simpson G G. 1961. Principles of Animal Taxonomy. New York: Columbia University Press.
- Stuessy T F. 1990. Plant Taxonomy: the Systematic Evaluation of Comparative Data. New York: Columbia University Press.
- Takhtajan A L. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). Botanical Review 46: 225 – 359.
- Takhtajan A L. 1997. Diversity and Classification of Flowering Plants. New York: Columbia University Press
- Thorne R F. 2000a. The classification and geography of the monocotyledon subclasses Alismatidae, Liliidae and Comelinidae. In: Nordenstam B, El-Ghazaly G, Kassas M, Laurent T C eds. Plant Systematics for the 21st Century. London: Portland Press. 75 – 124.
- Thorne R F. 2000b. The classification and geography of the flowering plants: Dicotyledons of the class Angiospermae. Botanical Review 66: 441 – 647.
- Wu Z Y, Lu A M, Tang Y C. 1998. A comprehensive study of “Magnoliidae” sensu lato—with special consideration on the possibility and the necessity for proposing a new “polyphyletic-polychronic-polytopic” system of angiosperms. In: Zhang A L, Wu S G eds. Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants. Beijing & Berlin: China Higher Education Press & Springer-Verlag. 269 – 334.
- Wu Z-Y, Lu A-M, Tang Y-C, Chen Z-D, Li D-Z. 2002. Synopsis of a new “polyphyletic-polychronic-polytopic” system of the angiosperms. Acta Phytotaxonomica Sinica 40: 289 – 322.
- WU Z-Y(吴征镒), TANG Y-C(汤彦承), LU A-M(路安民), CHEN Z-D(陈之端). 1998. On primary subdivisions of the Magnoliophyta—Towards a new scheme for an Eight-Class System of Classification of the Angiosperms. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 36: 385 – 402.
- Zhong B-Q(钟补求), Tang Y-C(汤彦承). 1979. *Verbascum* L. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Beijing: Science Press. 67 (2): 11 – 17.